桂北喀斯特石漠化地区不同植物群落土壤种子库特征及其与土壤养分关系

李佳奇[1,2]，李雨菲[1,2]，王晓静[3]，李健星[2]，文淑均[2]，黄甫昭[2]，
谭艳芳[2]，陆树华[2]，陆芳[2]，陈婷[2]，郭屹立[2,*]
（1. 桂林理工大学 旅游与风景园林学院，广西 桂林 541006；2. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所 广西喀斯特植物保育与恢复生态重点实验室，广西 桂林 541006；3. 济源职业技术学院，河南 济源 459000）

摘要：土壤种子库作为地上植被遗传信息库，对植被自然演替更新以及生态修复建设具有重要作用。本文选取恭城瑶族自治县喀斯特石漠化地区三种典型植物群落为研究对象，分析不同群落的土壤种子库结构、多样性及其对土壤养分特征的响应，以期为该地区石漠化治理和植被恢复提供理论依据。研究结果如下：(1）共计监测到幼苗 3 648 株，隶属于 33 科 51 属 55 种，其中 1、2 年生草本 20 种，多年生草本 21 种，藤本 5 种、灌木 3 种、乔木 6 种；不同植物群落土壤种子库平均密度为：三华李经济林（22 493 粒/m^2）＞青冈次生林（1 033 粒/ m^2）＞金竹灌丛（793 粒/m^2）。(2）土壤种子库植物生活型方面，三华李经济林主要分布一年生恶性杂草，青冈次生林和金竹灌丛则以多年生草本为主，木本植物占比较少；不同植被类型中土壤种子库物种多样性和相似性总体较低，同时与地上群落物种组成也有着较低的相似性。(3）研究区域的土壤元素存在高氮低磷的现象，其中磷元素成为金竹灌丛和青冈次生林植物生长的限制因子；综合来看，恭城县石漠化地区植物群落具备一定乡土种质资源，但总体表现出较低的物种多样性，亟需在自然封育的基础上人工引入乡土树种以加速植被正向演替，同时要注重养分管理特别是磷元素的调节。

关键词：石漠化，土壤种子库，土壤元素，土地利用类型，植被恢复

Characteristics of soil seed banks of different plant communities and their relationships with soil nutrients in karst desertification area, North Gangxi, China

LI Jiaqi[1, 2,] , LI Yufei[1, 2], WANG Xiaojing [3], LI Jianxing[2], WEN Shujun[2],
HUANG Fuzhao[2], TAN Yanfang[2], LU Shuhua[2] , LU Fang[2] , CHEN Ting[2], GUO Yili[2*]
(1. *College of Tourism and Landscape Architecture, Guilin University of Technology*, Guilin, 541006, Guangxi, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain*, *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin, 541006, Guangxi, China; 3. Jiyuan vocational and technical college, Jiyuan, 459000, Henan, China)

收稿日期：2022-11-14
基金项目：国家重点研发计划(2019YFC0507504, 2019YFC0507503)；国家自然科学基金(32071540, 31760141, 31800371)；广西自然科学基金（2019GXNSFBA245097）。[Supported by National Key Research and Development Program (2019YFC0507504, 2019YFC0507503); National Natural Science Foundation of China (32071540, 31760141, 31800371); Guangxi Natural Science Foundation （2019GXNSFBA245097)]。
第一作者：李佳奇(1998)，男，硕士研究生，主要从事风景园林、森林生态学研究，（E-mail） 1447935732@qq.com。
* **通信作者** ：郭屹立(1981)，男，博士，研究员，主要研究方向为生态系统结构与功能、恢复生态学，（E-mail） yiliguo0810414@163.com。

Abstract：As a repository of genetic information of above-ground vegetation, the soil seed bank plays an important role in the natural succession and renewal of vegetation and the construction of ecological restoration. In this paper, three typical plant communities in the rocky desertification area of Gongcheng Yao Autonomous County were selected for the study, Analysis of soil seed bank structure and diversity in different communities and their response to soil nutrient characteristics, In order to provide a theoretical basis for karst stone desertification management and vegetation restoration in Gongcheng County. The results were as follows：(1) A total of 3 648 seedlings belonging to 55 species in 51 genera and 33 families were detected, These seedlings include 20 species of 1, 2-year-old herbs, 21 species of perennial herbs, 5 species of vines, 3 species of shrubs and 6 species of trees; The average density of soil seed bank of different plant communities in karstic desertification areas of Gongcheng County was: *Prunus salicina* economic forest (22 493 seeds·m^{-2}) > *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest (1 033 seeds·m^{-2}) > *Phyllostachys sulphurea* shrub (793 seeds·m^{-2}). (2) As for the plant life type of the soil seed bank, The soil seed bank life type of *Prunus salicina* economic forest is mainly annual malignant weeds, The plant life type of the soil seed bank in the *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest and *Phyllostachys sulphurea* shrub is dominated by perennial herbs, while woody plants account for a relatively small proportion; The species diversity and similarity of the soil seed banks of different vegetation types were generally low, while the species composition of the soil seed banks also had low similarity with the above-ground communities. (3) The soil elements in the study area had higher nitrogen content and lower phosphorus content, And phosphorus as a limiting factor for plant growth in *Phyllostachys sulphurea* shrub and *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest; In a comprehensive view, the plant community in the stone desertification area of Gongcheng County has some native germplasm resources, but overall shows low species diversity, and it is urgent to introduce native tree species artificially to accelerate the positive vegetation succession on the basis of natural sequestration, and pay attention to nutrient management, especially the regulation of phosphorus elements.

Key words: rocky desertification, soil seed bank, soil elements, land use types, vegetation restoration

土壤种子库(soil seed bank, SSB)是指某一特定时间内单位面积土壤表面和土壤中具有活力的种子总数（Grime, 1979; He et al., 2016），拥有着成长为植物群落的潜力，也被认为是地上植物遗传信息库（Ma et al., 2010）。当地表植被面临严重退化时，土壤种子库的“缓冲”作用将尽可能降低种群消失的风险。许多相关试验均表明土壤种子库对物种多样性维持、植物群落恢复等方面具有重要作用（Alvarez-Buylla & Martínez-Ramos, 1990; 杨宁等，2014），如边坡绿化和裸地植被重建（梁耀元等，2009）、滨海喀斯特地区适生物种的筛选（郭中凌等，1990; Baeza et al., 2008）以及河滨带生态恢复（Hong et al., 2012）等。

植物群落多样性是全球植被生态系统多样性基础研究体系的核心内容（李基才，2007），它充分反映出不同植物群落内部物种组成、空间结构、生态功能等方面的异质性（董雪等，2017）。植物群落内部构成的物种多样性特征也同样反映出来自群落外环境的影响（左小安等，2006），比如人为干扰是影响喀斯特植物群落生态功能退化的重要因素。广西恭城瑶族自治县喀斯特地貌占全县土地面积的 60%，山地土壤稀薄、干旱贫瘠，长期的人为活动影响下造成水土大量流失以及植被退化（谢雨萍等，2009）。目前恭城县喀斯特地区植物群落在不同程度人为活动影响下主要分为青冈次生林、金竹灌丛、三华李经济林三种典型类型，同时均存在不同程度的石漠化现象。

退化植被恢复还需要土壤养分供应的协同进行（刘志民等，2003）。土壤养分含量能显著影响土壤种子库的丰富度（Gad & Kelan, 2012; 陈颖颖等，2016）以及地上植物分布格局（翟付群等，2013）。氮、磷等元素是土壤养分的重要组成部分，也是植物生长所需的大量元素和限制因子，土壤元素在一定程度上影响种子的萌发和分布（田善义等，2017），进而影响地上植物群落结构（Miao & Zou, 2009）。目前有关土壤种子库的研究主要集中在土壤种子持久活性、种子库本身特征及其与地上植被关系上（李国旗等，2022），而结合土壤养分特征及其与土壤种子库相互关系的研究较少。

为探明桂北喀斯特石漠化地区植被自然恢复潜力和恢复策略，本文以恭城县石漠化地区三种典型植物群落土壤种子库和土壤养分为研究对象，主要探讨：（1）恭城县石漠化地区典型植物群落地上植被和土壤种子库的物种组成以及内在联系；（2）典型植物群落土壤肥力现状以及对土壤种子库的影响；（3）评估恭城县石漠化地区土壤种子库的恢复作用和潜力，为恭城县喀斯特石漠化地区生态和经济协同发展的植被恢复模式以及土壤水肥管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

恭城瑶族自治县隶属于广西壮族自治区桂林市，位于广西东北部、桂林东南部(110°36′~111°10′ E、24°37′~25°17′ N)。属中亚热带季风气候，年平均气温 20.1 ℃，年降雨量 1 453.1 mm，年平均相对湿度为 74%，年平均蒸发量 1 524.0 mm，无霜期 336d。恭城县主要植被类型可以按照人为干扰程度分为三种，其中青冈次生林属于亚热带常绿落叶阔叶混交林，受到人为干扰较轻，是典型喀斯特自然群落，主要物种有石岩枫(*Mallotus repandus*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)、翻白叶树(*Pterospermum heterophyllum*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)等，乔、灌、草层次明显；受人为干扰较轻的金竹灌丛以金竹(*Phyllostachys sulphurea*)占绝对优势，草本层物种较少，且无明显乔木层；三华李经济林是三种典型植被类型中受人为干扰严重的群落，除桃、李子等经济作物之外没有其他乔、灌层存在，草本层多分布有一年和多年生草本植物。

1.2 样地设置

结合恭城县喀斯特地形分布图和前期踏查，于 2020 年 7 月在西岭镇费村和莲花镇枧头村分别选取三种典型植物群落，每种类型各设置 3 个 20 m×20 m 的样地（图 1）。

（1）三华李经济林：以三华李(*Prunus salicina* cv. *Sanhua*)为主要经济作物，在恭城县石山地区广泛分布。受经济利益驱使长期大规模使用除草剂、化肥等，对地表植被和土壤性质扰动强烈。该植被类型为砍伐原有植被，如金竹灌丛之后形成，表现为岩石裸露高、土壤季节性干旱等特点。

（2）金竹灌丛：为原生植被破坏或石山果园弃耕后自然形成的次生植被，以金竹(*Phyllostachys sulphurea*)占绝对优势，而草本层、灌木和小乔木物种稀少。该植被类型群落结构单一，群落高度通常不超过 3 m，物种组成和群落结构表现出明显的旱生性特征。现阶段受人为干扰较小。

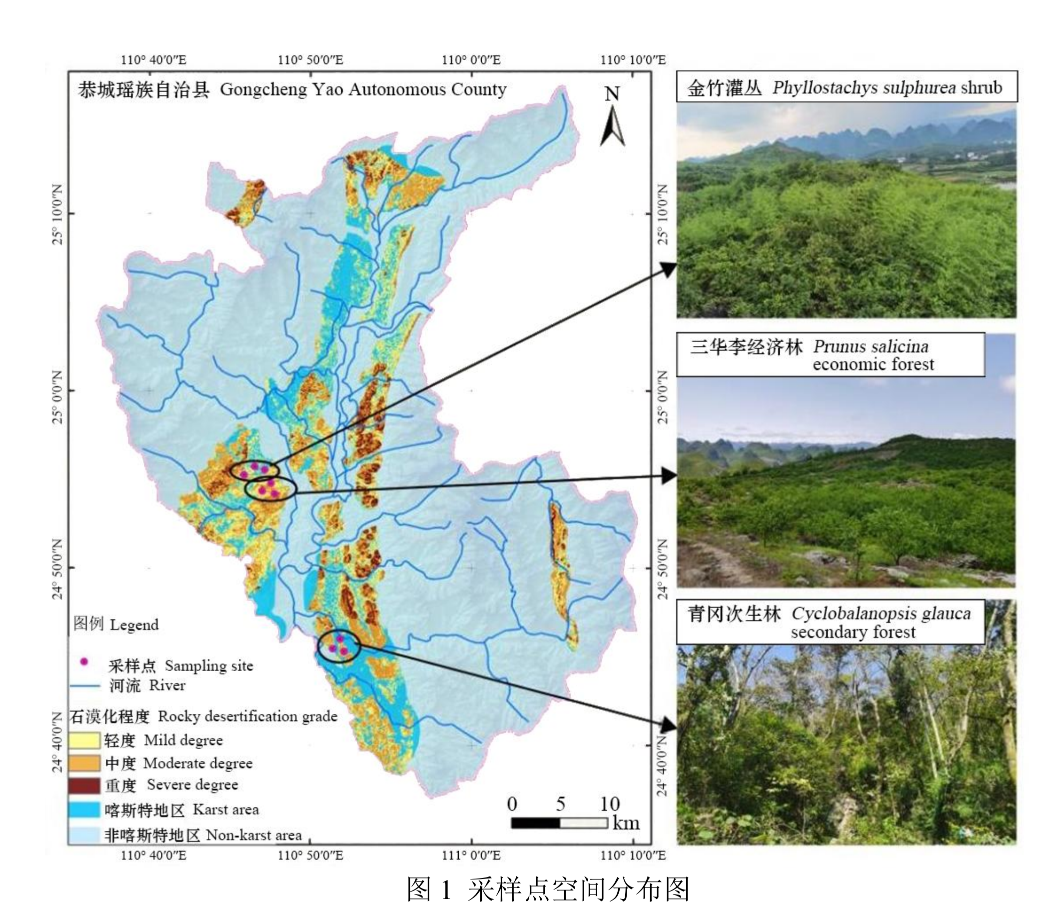


图 1 采样点空间分布图

Fig. 1 Spatial distribution map of sampling points

（3）青冈次生林：为典型地带性植被类型的常绿落叶阔叶混交林，以青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和翻白叶树等为主要优势种。现阶段在恭城县内分布稀少，仅有少量以风水林方式保存，但具有一定的次生性特征。通常位于村落附近的房前屋后，主要干扰来源于散养的鸡鸭等家禽对林下草本层和灌丛的破坏。

这三种植被类型在恭城县石漠化地区分布广泛，具有一定的研究价值。对这三种植被类型进行研究能够更好的了解恭城县石漠化地区植被现状，并提出更加适宜当地植被恢复的策略。

1.3 地上植被调查

根据实地调查选取的采样点进行经典群落调查法（样方法），记录样地情况，如坐标、地形、干扰程度、土壤信息、周边环境等信息。分别记录各样方内乔灌草三层物种数、盖度、密度、高度等数据，鉴定物种名称。对于高大乔木层林地采用大小为 20 m × 20 m 样方，对样方内直立木本植物中每木胸径≥ 1 cm 个体进行定位监测，测量指标包括：胸径、株高、冠幅等。对于灌木群落则采用大小为 5 m × 5 m 样方，监测小样方内灌木（胸径＜1 cm 和株高≥1.3 m 的直立木本植物）生长情况，测量指标包括：地径、株高、冠幅、分枝情况等。对于草本植物群落（不存在乔木层和灌木层）则采用踏查的方法，选择有代表性的植物群落，在 1 m × 1 m 小样方内记录物种名、多度、盖度、株高等。

1.4 土壤种子库实验

取样：于 2020 年 11 月初在上述每个 20 m×20 m 样方的四角以及中心位置设置大小为 10 cm×10 cm 的取土样方，共 45 个取土样方，在避开原有土壤理化性质分析取样位点的基础上进行用于土壤种子库测定的土壤取样。在取土样方内分两层取土，每层土 5 cm（果园因人为翻动土壤较为频繁因此取三层土），共计 105 份土样。取回的土样，在防止损坏种子的前提下将土块打散、风干，去除杂物，4.5 ℃恒温存放至 2021 年 1 月初，以期打破部分种子休眠。

萌发：在大小为 60 cm×40 cm×5 cm 的培养框内铺满厚 2~3 cm、经 120 ℃高温灭活的细沙，并将处理好的土样均匀平铺在培养框内。在防止土壤板结的前提下保持土壤湿度，萌发实验开始的两周后，以 10 d 为一个固定观察日，鉴定物种并记录萌发数量。拔出已成功鉴别的幼苗，无法鉴别的继续培养至成功鉴定。

土壤种子库萌发实验在适合萌发环境的大棚内进行，实验持续监测 12 个月。

1.5 土壤化学性质实验

在 20 m×20 m 的植被调查样方中，在四个角和中心位置随机取五份土样，装入布袋中，做好标记，带回实验室。取样时要注意避开裸石、树根等。将采集后 的土壤均匀铺平在干净透气的纸上，放在室内通风处阴干，剔除石块、根系等杂物后，采用 0.25 mm 和 2 mm 的筛子进行过筛，将筛过样品混合均匀后取出 10g 进行化学元素检测（表 1）。

有机碳(organic carbon, OCC)含量用重铬酸钾氧化－外加热法测定、全氮(total nitrogen, TNC)含量采用半微量凯氏法、全磷(total phosphorus, TPHC)含量采用氢氧化钠碱熔－钼锑比色法、全钾(total potassium, TPOC)含量采用氢氟酸消煮－氢氧化钠熔融法、碱解氮(alkaline hydrolysis nitrogen, Alkeline_N)含量采用氢氧化钠碱解扩散法、速效磷(available phosphorus, Olsen_P)含量氟化铵-盐酸浸提，钼锑抗比色法测定、速效钾(Available potassium, Olsen_K)含量采用 1mol pH 7.0 乙酸铵浸提火焰光度法测定、钙(calcium, CAC)、镁(magnesium, MAC)含量采用干灰化－稀盐酸溶解－火焰原子吸收分光光度法测定。

表 1 三种石漠化地区植被类型土壤元素含量(平均值±标准误)

Table 1 Contents of soil elements of vegetation types in three rocky desertification areas(mean ± SE)

土壤元素指标 Soil element index	三华李经济林 *Prunus salicina* economic forest	金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	青冈次生林 *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest
有机碳 Organic carbon ($g \cdot kg^{-1}$)	55.42±10.79	75.38±19.44	46.76±9.61
全氮 Total nitrogen ($g \cdot kg^{-1}$)	5.12±1.06	5.98±1.82	4.15±1.05
全磷 Total phosphorus ($g \cdot kg^{-1}$)	1.98±0.66	0.72±0.07	0.91±0.26
全钾 Total potassium ($g \cdot kg^{-1}$)	11.25±1.21	9.35±1.55	7.81±0.59
碱解氮 Alkaline hydrolysis nitrogen ($mg \cdot kg^{-1}$)	165.37±34.47	183.3±49.29	154.76±29.80
速效磷 Available phosphorus ($g \cdot kg^{-1}$)	86.37±77.49	1.02±0.80	3.64±1.09
速效钾 Available potassium ($mg \cdot kg^{-1}$)	556±190.09	142.09±28.68	98.7±19.70
钙 Calcium ($g \cdot kg^{-1}$)	7.49±1.29	7.52±0.65	7.67±1.60
镁 Magnesium ($g \cdot kg^{-1}$)	6.54±0.69	6.3±0.82	6.97±0.56

1.6 数据处理

对地上植被数据进行数量、种类、生活型的统计，用 Jaccard 相似性系数和 Sorensen 相似性系数计算不同样地相互之间的土壤种子库和地上植被的相似性，并采用主成分分析法分析(PCA)和典型相关分析(CCA)全面揭示土壤养分的贡献率及其与地上植被和土壤种子库之间的关系。

本文选取 4 个常见物种多样性指标：Shannon-Wiener 多样性指数(SHI)、Simpson 多样性指数(SI)、Margalef 丰富度指数(MI)、Pielou 均匀度指数(PI)，其中 SHI 是对样地内植物分布均匀程度与物种丰富度的一种综合反映，一般而言，随着物种数越多越均匀，其数值越高，常见区间为 1.5~3.5；SI 则一般用来表示植物群落优势度的变化特征；MI 能够很好地反应个样地物种多样性水平；PI 反映的是物种个体数量分布的均匀程度。

本文中，所采用的计算公式分别为：

Shannon-Wiener 多样性指数（SHI）

$$H = -\sum_{i=1}^{s}\left(P_i \ln P_i\right)$$

Simpson 多样性指数（SI）

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{s}\frac{N_i\left(N_i - 1\right)}{N\left(n-1\right)}$$

Margalef 丰富度指数（MI）

$$D = \frac{S-1}{\ln N}$$

Pielou 均匀度指数（PI）

$$E = H / \ln S$$

式中，N 表示全部种的个体总数；N_i 表示种 i 的个体数；P_i 为第 i 个物种占总物种数的比例；S 表示物种数。

Jaccard 相似性系数

$$C = a/(a+b+c)$$

式中：a 为 A、B 两群落中相同的物种数量；b 为群落 B 有但群落 A 没有的物种数量；c 为群落 A 有但群落 B 没有的物种数量。

Sorense 相似性系数

$$SC = 2w/(a+b)$$

式中，w 为种子库和地表植被共有的物种数；a 为土壤种子库中的物种数；b 为地表植被的物种数。

所有数据整理及绘图均在 R4.1.1 中实现。

2 结果与分析

2.1 不同植物群落土壤种子库特征

2.1.1 土壤种子库密度及幼苗萌发数

萌发监测共计出现幼苗 3 648 株。其中，三华李经济林 3 374 株，占萌发总数的 92.48%；金竹灌丛 119 株，青冈次生林 155 株。三华李经济林土壤种子库密度 22 493.33 seeds • m^{-2}，金竹灌丛 793.34 seeds • m^{-2}，青冈次生林 1 033.34 seeds • m^{-2}（表 2）。不同植被类型、不同土层的土壤种子库萌发存在明显差异。在 0~5 cm 土层，三华李经济林幼苗 1 939 株，金竹灌丛 55 株，青冈次生林 124 株，共计 2 118 株；在 5~10cm 土层，三华李经济林 905 株，金竹灌丛 64 株，青冈次生林 31 株，共计 1 000 株；10~15 cm 层，只取了三华李经济林 3 块样地的土壤种子库，共计 530 株。

表 2 不同植被类型土壤种子库密度及垂直分布情况（粒/ m^2）

Table 2 Density and vertical distribution of soil seed banks for different vegetation types (seeds·m^{-2})

土壤深度 Soil depth（cm）	三华李经济林 *Prunus salicina* economic forest	金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	青冈次生林 *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest
0~5	12 926.67±2 929.32	366.67±65.59	826.67±376.96
5~10	6 033.33±2 209.17	426.67±109.17	206.67±50.31
10~15	3 533.33±493.94	—	—

2.1.2 土壤种子库物种组成

3 种植被类型的土壤种子库共萌发出物种 55 种，隶属于 33 科 51 属，其中 1、2 年生草本 20 种，多年生草本 21 种，藤本 5 种、灌木 3 种、乔木 6 种。三华李经济林萌发 33 种，隶属于 20 科 32 属。优势科为茜草科(Rubiaceae)、石竹科(Caryophyllaceae)、酢浆草科(Oxalidaceae)、菊科 (Asteraceae)、唇形科 (Lamiaceae)。种子萌发较多的物种多为一年生杂草，如拉拉藤(*Galium spurium*)、繁缕(*Stellaria media*)、酢浆草(*Oxalis corniculata*)、饭包草(*Commelina bengalensis*)、鼠曲草(*Pseudognaphalium affine*)等。

金竹灌丛萌发 26 种，隶属于 17 科 25 属。优势科为菊科(Asteraceae)、苦苣苔科(Gesneriaceae)、禾本科 (Poaceae)、莎草科(Cyperaceae)。种子萌发较多的物种多为多年生杂草，如狗尾草(*Setaria viridis*)、龙葵(*Solanum nigrum*)、野菊(*Chrysanthemum indicum*)等。

青冈次生林中，共萌发 25 种，隶属于 18 科 24 属。优势科为 瓶尔小草科(Ophioglossaceae)、岩蕨科(Woodsiaceae)、桑科(Moraceae)、禾本科。种子萌发较多的物种是阴地蕨 (*Sceptridium ternatum*)、岩蕨(*Woodsia ilvensis*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)、龙葵(*Solanum nigrum*)、竹叶草(*Oplismenus compositus*)等。

2.1.3 不同植物群落土壤种子库多样性特征

三华李经济林中 SHI 高于金竹灌丛和青冈次生林，但均小于 1.5，表现出较低的物种多样性。3 种植被类型的土壤种子库的 SI 较平均，相差约 0.1。PI 相差约 0.2，说明 3 种植被类型种子分布相对较均匀（表 3）。

表 3 不同植被类型土壤种子库物种多样性(平均值±标准误)

Table 3 Species diversity of soil seed banks with different vegetation types (mean ± SE)

群落类型 Community type	地上植被 Aboveground vegetation				土壤种子库 Seed bank			
	SHI	SI	MI	PI	SHI	SI	MI	PI
三华李经济林 *Prunus salicina* economic forest	1.82±0.13[b]	0.41±0.07[b]	2.06±0.26[b]	0.62±0.12[a]	1.39±0.09[a]	0.65±0.03[a]	3.22±0.33[a]	0.96±0.10[a]
金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	1.27±0.09[a]	0.64±0.03[a]	3.19±0.32[a]	0.82±0.03[a]	1.12±0.15[ab]	0.64±0.06[a]	3.37±0.36[a]	0.80±0.13[ab]
青冈次生林 *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest	1.39±0.11[a]	0.67±0.04[a]	3.67±0.39[a]	0.81±0.04[a]	0.84±0.16[b]	0.58±0.07[a]	2.91±0.38[a]	0.51±0.09[b]

注：同列不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters within the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

2.1.4 不同植物群落土壤种子库相似性

3 种典型植物群落类型中的土壤种子库之间物种组成的相似性系数变化在 0.2~0.34 之间，表现出较低的相似性。其中，三华李经济林与金竹灌丛的群落相似性系数最高，为 0.34，其次是青冈次生林和金竹灌丛，为 0.3，青冈次生林与三华李经济林的土壤种子库物种相似性系数最低，为 0.2（表 4）。

2.2 不同植物群落类型地上植被特征及其与土壤种子库关系

地上植物群落样方调查共出现植物 4 566 株，隶属于 96 种 38 科 91 属。三华李经济林以禾本科、鸭跖草科(Commelinaceae)为主要优势种，以一年生草本植物为主，优势草本为光头稗(*Echinochloa colona*)、饭包草(*Commelina bengalensis*)、马唐(*Digitaria sanguinalis*)等。金竹灌丛以金竹(*Phyllostachys sulphurea*)占绝对优势，其它常见木本植物有檵木(*Loropetalum chinense*)、红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)、构树(*Broussonetia papyrifera*)等。青冈次生林以夹竹桃科(Apocynaceae)、禾本科为优势科，建群种为青冈、翻白叶树等，林下优势有金粟兰(*Chloranthus spicatus*)、剑叶凤尾蕨(*Pteris ensiformis*)等。

表 4 不同植物群落类型土壤种子库物种组成相似性

Table 4 Similarity of species composition of seed bank in different vegetation community types

群落类型 Community type	三华李经济林 *Prunus salicina* economic forest	金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub	青冈次生林 *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest
三华李经济林 *Prunus salicina* economic forest	1	0.34	0.2
金竹灌丛 *Phyllostachys sulphurea* shrub		1	0.3
青冈次生林 *Cyclobalanopsis glauca* secondary forest			1

从单个类型样地萌发与地上物种对比看，三华李经济林种子库萌发物种数多于地上植被调查物种数，分别为 33 种和 28 种，种子库和地上植被中同时出现的植物有 2 种，分别是飞蓬(*Erigeron acris*)和饭包草；金竹灌丛种子库萌发物种数明显多于地上植被调查物种数，分别为 42 种和 26 种，在种子库和地上植被中同时出现的植物有 6 种，分别是千里光(*Senecio scandens*)、龙葵、木蓝(*Indigofera tinctoria*)、构树、狗尾草、

翠云草(*Selaginella uncinata*)；青冈次生林种子库萌发物种数明显少于地上植被调查物种数，分别为 25 种和 44 种，在种子库和地上植被中同时出现的植物有 4 种，分别是竹叶草、青冈、棕叶狗尾草(*Setaria palmifolia*)、黄连木(*Pistacia chinensis*)。总体上 3 种典型植被类型土壤种子库萌发物种数与地上植被物种数相似性较弱。

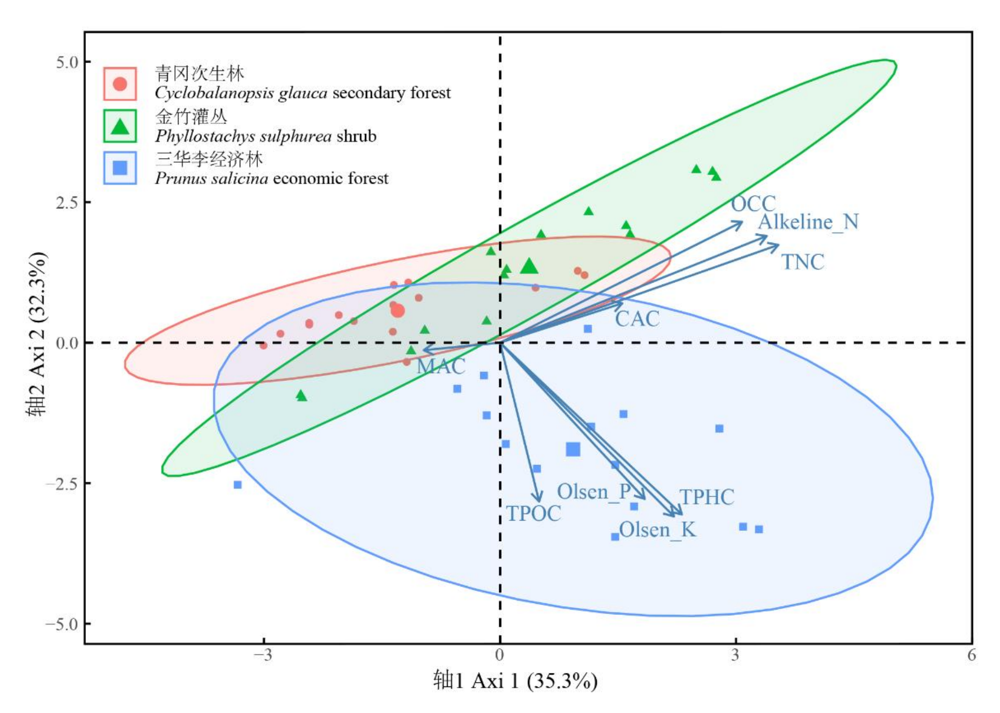
2.3 不同植物群落类型下土壤养分特征

2.3.1 地上植被与土壤养分关系

不同群落之间土壤养分含量特征存在分离，其中三华李经济林与其他两种植被类型之间的分离度显著（图 2）。3 种典型植被类型地上植被与土壤养分的 CCA 排序结果显示，前六个排序轴累计贡献率达到 89.31%，说明土壤养分能够较好的反应地上植被物种的特征。速效钾、全磷、全钾、碱解氮、有机碳、全氮六个土壤元素对地上植被物种分布影响最大，不同生活型植被与土壤养分的相关性存在明显差异（图 3）。一年生草本植物在三种群落类型中均有分布，但与三华李经济林有更好的相关性，同时更容易受到速效钾、全磷、速效磷的影响。金竹灌丛地上植被位于第一排序轴的左上方，与有机碳、碱解氮含量相关性较大；青冈次生林集中在轴一左下方，与各土壤元素无显著相关性。

2.3.2 土壤种子库与土壤养分的关系

前六个排序轴的累计贡献率达 92.26%，说明土壤养分能够较好的反应土壤种子库物种的特征，3 种典型植物类型土壤种子库物种在 CCA 结果中的位置差异很大（图 4），表明它们各自具有其适宜的土壤养分需求。从各物种与土壤养分之间的相关性来看，对物种影响较大的养分因子有：全磷、碱解氮、全氮、速效钾、全磷和有机碳。但不同植被类型土壤种子库物种与各土壤养分之间的相关程度有较大差异，三华李经济林与全磷、全钾、速效磷相关性相对较大；金竹灌丛与有机碳、碱解氮有一定相关性，与全钾、全磷相关性较弱；青冈次生林与镁相关性较大，与全氮、速效磷、碱解氮等相关性较弱。



OCC. 有机碳；**TNC**. 全氮；**TPHC**. 全磷；**TPOC**. 全钾；**CAC**. 钙；**MAC**. 镁；**Alkeline_N**. 碱解氮；**Olsen_P**. 速效磷；**Olsen_K**. 速效钾。下同。

OCC. Organic carbon; **TNC**. Total nitrogen; **TPHC**. Total phosphorus; **TPOC**. Total potassium; **CAC**. Calcium; **MAC**. Magnesium; **Alkeline_N**. Alkaline hydrolysis nitrogen; **Olsen_P**. Available phosphorus; **Olsen_K**. Available potassium. The same below.

图 2 土壤元素主成分分析

Fig. 2 Principal Component Analysis of Soil Elements

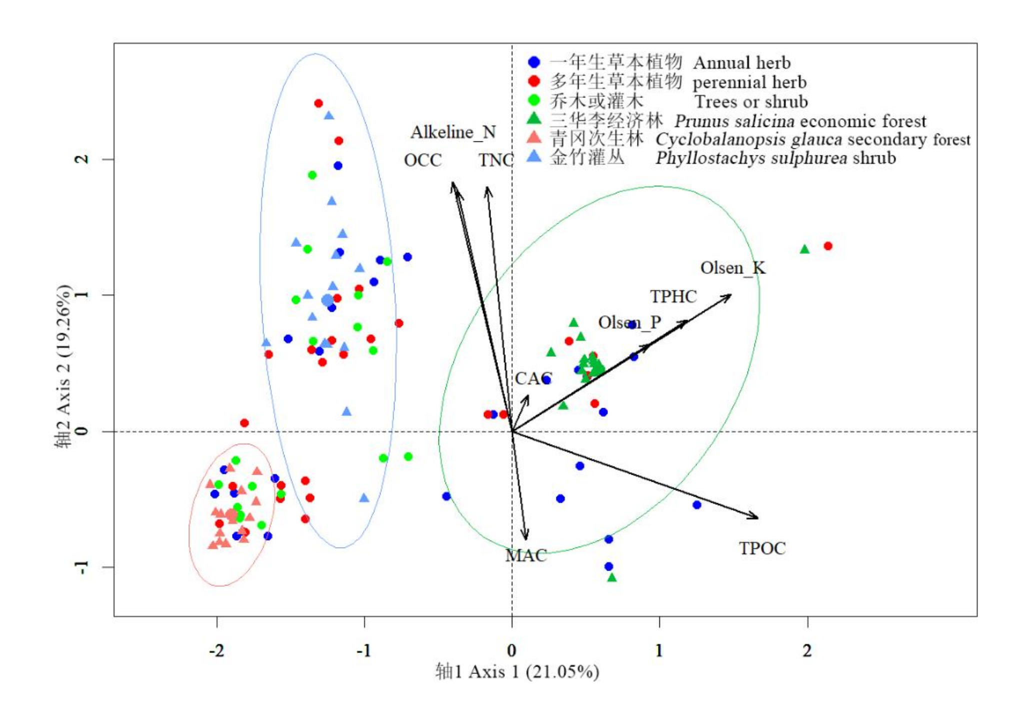


图 3 地上植被与土壤养分 CCA 排序

Fig.3 CCA ranking of aboveground vegetation and soil nutrients

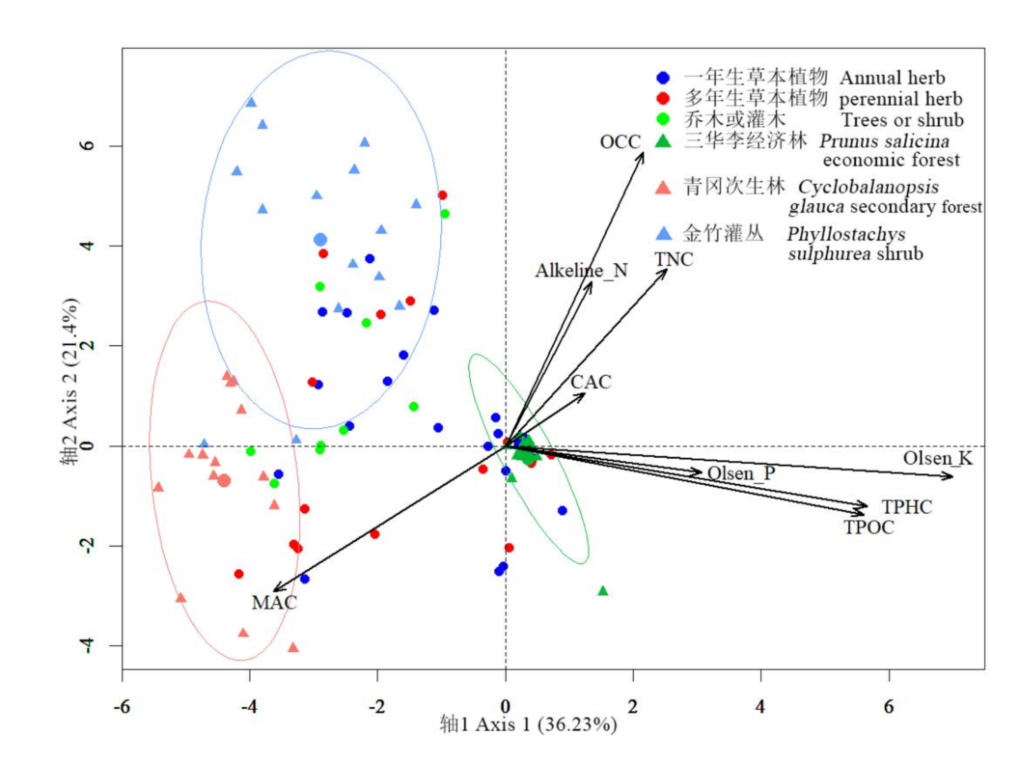


图 4 土壤种子库与土壤养分 CCA 排序

Fig.4 CCA ranking of soil seed bank and soil nutrient

3 讨论

3.1 不同植物群落土壤种子库特征

恭城县喀斯特地区三种典型植被类型中土壤种子库的平均密度为三华李经济林>青冈次生林>金竹灌丛，在物种多样性方面，三华李经济林最高，青冈次生林最低，总体表现出土壤种子库密度和物种丰富度均随着土地利用强度的增大而增大。这一结果与贵州普定县石漠化地区土壤种子库分布特征类似（李生等，2008），与李阳兵等（2002）针对岩溶山地土壤种子库的研究结果相反，可能是因为总体上三种群落类型中草本植物以 74.5%的比例远超乔灌木，三华李经济林在高强度人为干扰下地带性指示植物的种类和数量较少，但其土壤种子库草本植物如拉拉藤、繁缕等农田杂草种类占比较大，这些一、二年生草本具有优秀的种子繁殖能力，充足的杂草种子储量使得三华李经济林整体表现出较高的物种多样性和种子库密度。金竹灌丛和青冈次生林受人为干扰较弱，人为或自然引入的一、二年生杂草较少，即使能够萌发也难以完成整个生活史周期，同时土壤中发达的根系以及密集的林冠限制了乔灌木的生长，但青冈次生林相对丰富的木本植物资源为其土壤种子库乔灌木物种水平带来了一定提升，如青冈、黄连木等，因此青冈次生林土壤种子库物种以无性繁殖突出的多年生草本为主同时存在一些木本植物。金竹灌丛物种多样性指数均高于青冈次生林，这可能是金竹灌丛在中度人为干扰(Connell, 1978)情况下比轻度干扰下的青冈次生林在多样性水平上有所提高。

监测结果表明随土壤深度的增加土壤内所包含植物种子数量逐渐降低，这与其他大部分学者研究结论一致。土壤结构影响种子在土壤垂直方向的分布，三华李经济林存在着周期性的农耕行为，疏松的土壤可以促进种子向更深的土层分布。在与村民访谈中了解到金竹灌丛多为桃树种植弃耕后自然形成，部分区域的土壤曾经受到翻耕，这使得土壤中层仍然能有一定的种子储量，而青冈次生林土壤人为扰动程度低，质地坚实，种子难以穿透到达深层，因此其 5~10 cm 土层中种子稀少。

3.2 土壤种子库与地上植被相似性差异因素

土壤种子库对地上植物群落的演替更新有着重要作用，在严重受到外部因素干扰的地区，土壤种子库的物种组成与规模很大程度上决定着植物群落的结构和组成，同时植物群落的组成与分布对土壤种子库的空间变化与组成造成重要影响（Zhang et al., 2017）。三华李经济林土壤种子库的物种多样性和丰富度总体大于地上植被，萌发实验结果显示，其土壤种子库与地上植被对应的物种为一年或多年生草本，这是由于三

华李经济林周期性农耕减少了植被的地上分布，同时莎草科、菊科等草本植物对当地环境有着很好的适应能力，如飞蓬和饭包草等，其较强的种子繁殖能力一定程度上提升了三华李经济林土壤种子库的物种丰富度水平。

青冈次生林土壤种子库的生物多样性和丰富度均达不到地上植被水平，其土壤种子库与地上植被所对应物种的生活型大部分为多年生草本，同时乔木的比例有所增加。依据实地踏查和植被统计结果，青冈次生林乔灌木的种子是一些昆虫和动物的食物来源，体积小、质量轻的特点使种子在脱落过程中容易受风吹和地表径流的影响。同时具有林下优势的金粟兰、竹叶草等多年生草本降低了种子的萌发率，因此造成了地上地下物种组成和丰富度的差异。

金竹灌丛土壤种子库与地上植被所共有的物种生活型大部分为一年或多年生草本，具有绝对优势的金竹繁殖速度快、空间占据多，加上木质藤本的缠绕导致土壤中的种子无法获取生长所需的自然条件而难以萌发，造成该植被类型中土壤种子库物种数明显多于地上植被调查物种数。总体来看 3 种典型植被类型土壤种子库和地上植被物种多样性指数相似度较低，一方面本次地上植被调查的时间为秋季，而种子库取样时间为春季，同时各类种子的休眠期长短的不同，仅靠一次取样难以统计周全；另一方面室内土壤种子萌发环境满足不了所有植物的要萌发条件，从而造成萌发物种与地上植被相似度的差异。

3.3 土壤养分对土壤种子库的影响

土壤种子库的组成特征受到地上植被和土壤因子的综合影响（张雪等, 2016），地上植被为种子库提供种子源和有机物，土壤因子为种子萌发提供必要的养分和萌发条件，这是保证物种复杂性不可或缺因素（Tackett & Craft, 2010），有研究表明，氮、磷元素是土壤种子萌发的主要影响因子（Gerritsen & Greening, 1989）。

经过土壤化学元素与种子库进行 CCA 排序后发现，地上植被物种组成与全磷、全钾、速效磷和速效钾呈正相关，土壤种子库物种组成与全磷、全钾、速效磷和速效钾呈负相关，这与盛茂银等（2015）在贵州喀斯特地区得出的结论一致，即氮、钾、有机质是石漠化梯度中物种多样性的主导因素。根据对农户的访谈和实地踏查，三华李经济林在施肥、滥用除草剂和杀虫剂等集约化种植的情况下极大地改变了土壤的化学性质，土壤元素测定结果显示其速效磷和速效钾的含量远高出其他两种植被类型，全氮、全钾含量也处于较高水平，这也是其种子库密度和多样性处于最高水平的原因之一。金竹灌丛和青冈次生林速效磷、全磷、速效钾含量较低，其中土壤速效磷均处于五级或更低水平。这是因为不同于三华李经济林人为整改后平坦的地势，其自然地形坡度和坚硬土壤质地造成了速效养分的快速流失。特别的，得益于金竹、藤本等茂密的地上茎秆，使得凋落物等有机组织被很好地固定，因此金竹灌丛有机碳、碱解氮、全氮含量在三种植物群落中处于最高水平。综合来看，金竹灌丛和青冈次生林的植物生长可能受到了磷元素的抑制，Wen 等（2016）认为岩溶地区钙质土壤中速效磷是养分限制的重要指标，这符合本研究结论。在后续喀斯特石漠化植被恢复过程中应该注重自然群落中磷元素的调节。

4 结论

三华李经济林长期的耕种活动减少了木本植物尤其是直立木本植物的种子来源，群落抗干扰性较弱，因此，建议在人工剔除恶性杂草的同时开展立体复合种植模式以实现更好的经济效益和生态效益；金竹灌丛的群落稳定性相对较好，但金竹占绝对优势，林下植物萌发生长困难，群落结构不合理，应在剔除部分金竹的基础上，结合人工引入乡土树种以促进群落正向演替；研究区域中土壤元素存在高氮低磷的现象，其中磷元素成为金竹灌丛和青冈次生林植物生长的限制因子，在植被近自然恢复过程中可人工施肥来改善土壤中磷元素条件；青冈次生林群落结构稳定，存在一些乡土树种，但要对其进行自然封育并建立相关法律法规（吕兴和郎发照，2020），以避免潜在的人畜破坏风险，进一步保护和丰富乡土种质资源，为基于土壤种子库技术的石漠化生态恢复提升可行性。

参考文献：

AIVAREZ-BUYLLA ER, MARTINEZ-RAMOS M, 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree[J]. Oecologia, 84(3): 314-325.

BAEZA MJ, VALLEJO VR, 2008. Vegetation recovery after fuel management in Mediterranean shrublands[J]. Appl Veg Sci, 11(2): 151-158.

CHEN YY, WU ZY, PAN P, et al., 2016. The germination characteristics of soil seed bank and its relationship with soil properties in aerially-seeded *pinus massoiana* plantations[J]. Chin J Soil Sci, 47(1): 92-97. [陈颖颖，吴自荣，潘萍，等，2016. 飞播马尾松林土壤种子库的萌发特征及其与土壤理化性质的关系[J]. 土壤通报，47(1): 92-97.]

CONNELL J H, 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs[J]. Science, 199(4335): 1302-1310.

DONG X, XIN ZM, LI XL, et al., 2017. Analysis on *Ammopiptanthus mongolicus* community characteristics in Ulanbuh desert[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 37(8): 1627-1634. [董雪，辛智鸣，李新乐，等，2017. 乌兰布和沙漠沙冬青群落特征的研究[J]. 西北植物学报，37(8): 1627-1634.]

FENG JD, WU BS, WANG JJ, 2022. Spatial variability of soil available potassium in rubber plantation based on coKriging[J]. Chin J Appl Ecol, 33(4): 915-921. [冯家东，吴炳孙，王晶晶，2022. 基于协同克里格的橡胶园土壤速效钾空间变异性[J]. 应用生态学报，33(4): 915-921.]

GAD MRM, KELAN SS, 2012. Soil seed bank and seed germination of sand dunes vegetation in North Sinai–Egypt[J]. Ann Agric Sci, 57(1): 63-72.

GERRITSEN J, GREENING HS, 1989. Marsh seed banks of the Okefenokee Swamp: effects of hydrologic regime and nutrients [J]. Ecology, 70(3): 750-763.

GRIME K, 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats[J]. J Ecol, 67(3): 893-921.

HE MX, LV LY, LI HY, et al., 2016. Analysis on soil seed bank diversity characteristics and its relation with soil physical and chemical properties after substrate addition[J]. PLoS ONE, 11(1): e147439.

HONG J, LIU S, SHI G, et al., 2012. Soil seed bank techniques for restoring wetland vegetation diversity in Yeyahu Wetland, Beijing[J]. Ecol Eng, 42(9): 192-202.

JIANG WZ, ZHOU GM, YU SQ, et al., 2004. Research on nutrient status of soils under main forest types in Anji mountainous region[J]. J Soil Water Conserv, 18(4): 73-76. [蒋文伟，周国模，余树全，等，2004. 安吉山地主要森林类型土壤养分状况的研究[J]. 水土保持学报，18(4): 73-76.]

LI G, 2017. Soil fertility evaluation and soil physical and chemical properties of different land use patterns in Guizhou karst area[D]. Chongqing: Southwest University: 27-28. [李果，2017. 贵州喀斯特地区不同土地利用方式下土壤理化性质与土壤肥力评价[D]. 重庆: 西南大学: 27-28.]

LI GQ, XIE BX, XIE S, et al., 2022. Research progress of soil seed bank based on bibliometric analysis[J]. Soils, 54(1): 103-113. [李国旗，谢博勋，解盛，等，2022. 基于文献计量学的土壤种子库研究进展分析[J]. 土壤，54(1): 103-113.]

LI JC, 2007. Quantity analysis on species diversity of desert plant communities in the lower reaches of Tarim river, Xijiang[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University: 46-47. [李基才，2007. 塔里木河下游荒漠植物群落物种多样性数量分析[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学: 46-47.]

LI S, YAO XH, REN HD, et al., 2008. Different land-used soil seed banks in Karst Rocky Desertification area of middle Guizhou Province, China[J]. Acta Ecol Sin, 28(9): 4602-4608. [李生，姚小华，任华东，等，2008. 黔中石漠化地区不同土地利用类型土壤种子库特征[J]. 生态学报，28(9): 4602-4608.]

LI YB, WEI CF, LI XY, et al., 2002. The soil seed banks in karst mountains as affected by land use[J]. 20(3): 319-324. [李阳兵，魏朝富，李先源，等. 土地利用方式对岩溶山地土壤种子库的影响[J]. 山地学报，2002，20(3): 319-324.]

LIANG YY, LI HY, MO XQ, et al., 2009. Topsoil application in vegetation restoration in Japen[J]. J Appl Ecol, 20(11): 2832-2838. [梁耀元，李洪远，莫训强，等，2009. 表土在日本植被恢复中的应用[J]. 应用生态学报，20(11): 2832-2838.]

LIU ZM, JIANG DM, GAO HY, et al., 2003. Relationships between plant reproductive strategy and distubance[J]. J Appl Ecol, 14(3): 418-422. [刘志民，蒋德明，高红瑛，等，2003. 植物生活史繁殖对策与干扰关系的研究[J]. 应用生态学报，14(3): 418-422.]

LV X, LANG FZ, 2020. Exploring the ideas and contents of forestry construction in the comprehensive management of stone desertification[J]. Xin Nongye, 932(23): 72-73. [吕兴，郎发照，2020. 石漠化综合治理中林业建设思路与内容探讨[J]. 新农业，932(23): 72-73.]

MA M, ZHOU X, DU G, 2010. Role of soil seed bank along a disturbance gradient in an alpine meadow on the Tibet plateau[J]. Flora, 205(2): 128-134.

MIAO S, ZOU CB, 2009. Seasonal variation in seed bank composition and its interaction with nutrient enrichment in the Everglades wetlands[J]. Aquat Bot, 90(2): 157-164.

SHENG MY, XIONG KN, CUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China[J]. Acta Ecol Sin, 35(2): 434-448. [盛茂银，熊康宁，崔高仰，等，2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报，35(2): 434-448.]

TACKETT NW, CRAFT CB, 2010. Ecosystem Development on a Coastal Barrier Island Dune Chronosequence[J]. J Coastal Res, 26(4): 736-742.

TIAN SY, WANG MW, CHENG YH, et al., 2017. Effect of the combination of chemical and organic fertilizer on spring wheat grein yield formation and soil available nitrogen accumulation under plastic mulched rain-fed area[J]. Acta Ecol Sin, 37(15): 4963-4972. [田善义，王明伟，成艳红，等，2017. 化肥和有机肥长期施用对红壤酶活性的影响[J]. 生态学报，37(15): 4963-4972.]

WEN L, LI DJ, YANG LQ, et al., 2016. Rapid recuperation of soil nitrogen following agricultural abandonment in a karst area, southwest China[J]. Biogeochemistry, 129(3): 341-354.

XIE YP, WU H, LIU ZD, et al., 2009. Environment change of karst rocky desertification by quantitative remote sensing in Gongcheng[J]. J Guilin Univ Technol, 29(1): 65-71. [谢雨萍，吴虹，刘泽东，等, 2009. 恭城县岩溶石漠化环境变化定量遥感研究[J]. 桂林工学院学报，29(1): 65-71.]

YANG N, FU MY, YANG MY, et al., 2014. Soil seed bank properties under different land-used modles on sloping-land with purple soils in Hengyang of hunan province, south-central china[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 34(11): 2324-2330. [杨宁，付美云，杨满元，等，2014. 衡阳紫色土丘陵坡地不同土地利用模式下土壤种子库特征[J]. 西北植物学报，34(11): 2324-2330.]

ZHAI FQ, XU N, MO SQ, et al., 2013. Characteristics of soil seed banks and soil physical and chemical properties of hydro-fluctuation belt in Jiyun Canal[J]. Res Environ Sci, 26(1): 97-102. [翟付群，许诺，莫训强，等，2013. 天津蓟运河故道消落带土壤种子库特征与土壤理化性质分析[J]. 环境科学研究，26(1): 97-102.]

ZHANG M, CHEN FQ, CHEN SH, et al., 2017. The soil seed bank of a rehabilitated draw-down zone and its similarity to standing vegetation in the Three Gorges Reservoir Area[J]. Ecol Res, 32(6): 1011-1021.

ZHANG X, DONG WJ, SHEN SK, et al., 2016. Studies on soil seed bank of lakeside zone: a review[J]. Wetland Sci, 14(1): 97-102. [张雪，董文婧，申仕康，等，2016. 湖滨带土壤种子库研究进展[J]. 湿地科学，14(1): 97-102.]

ZUO XA, ZHAO XY, ZHAO HL, et al., 2006. Changes on species composition and function diversity in degraded process of grassland in Horqin sand land[J]. J Soil Water Conserv, 20(1): 181-185. [左小安，赵学勇，赵哈林，等，2006. 科尔沁沙地草地退化过程中的物种组成及功能多样性变化特征[J]. 水土保持学报，20(1): 181-185.]